

NAHRUNGS-AUFNAHME, LEBENSZYKLUS
UND MORPHOGENESE
VON *PSEUDOPLATYOPHRYA NANA* (KAHL, 1926)
(CILIOPHORA, COLPODIDA)

Wilhelm FOISSNER und Pierre DIDIER,
Zoologisches Institut der Universität Salzburg, Akademiestraße 26, A-5020 Salzburg (Austria)
und Laboratoire de Biologie comparée des Protistes associé au C.N.R.S. B.P. n° 45 — F-63170 Aubière (France)

ZUSAMMENFASSUNG

Es werden die Nahrungsaufnahme, der Lebenszyklus und die Morphogenese bei dem eigenartigen Ciliaten *Pseudoplatyophrya nana* beschrieben. Die Nahrungsaufnahme erfolgt mit dem Oraltrapez, einer sehr kleinen, röhrenförmigen Struktur. Damit wird die Zellwand der Beute (Hefezellen) aufgebrochen und ihr Inhalt ausgesaugt. Der Lebenszyklus und die Morphogenese sind colpodid. Aus dem Theronten entwickelt sich durch reichliche Nahrungsaufnahme der Trophont, der eine pluripotente Cyste bildet, die abhängig von den Kulturbedingungen zur Teilungs- oder Ruhecyste oder wieder zu einem Theronten wird. Die orale Infraciliatur besteht aus einer sehr kleinen "adoralen Membranelle" am linken und einer "paroralen Membran" am rechten Mundrand. Das Primordium für die adonale Membranelle wird durch die Proliferation von Basalkörpern von 2 Somakineten gebildet. Überzählige Basalkörper werden am Ende der Stomatogenese resorbiert. Das Primordium für die parorale Membran entsteht aus einer einzigen Kinete, die sich am Beginn der Stomatogenese mit dieser vereinigt. Aus diesen Beobachtungen und dem charakteristischen Silberliniensystem ist zu folgern, daß *Pseudoplatyophrya nana* ein colpodider Ciliat ist. Die "adorale Membranelle" ist dem linken, die "parorale Membran" ist dem rechten Cilienfeld der Colpodidae *s. stricto* homolog. Das Oraltrapez ist eine Neubildung und Anpassung an die sehr spezialisierte Ernährungsweise.

SUMMARY

The feeding process, the life cycle, and the morphogenesis of the enigmatic ciliate *Pseudoplatyophrya nana* are described. Food uptake occurs by the oraltrapeze, a very small, tubular structure which breaks open the cell wall of the prey (yeast cells) and sucks out its content. The life cycle and the morphogenesis are colpodid. A trophont evolves from the theront by copious feeding. It forms a temporary cyst which produces — depending on the culture conditions — either a division or a resting cyst or a theront. The oral infraciliature consists of a very small "adoral membranelle" at the left and a "paroral membrane" at the right side of the oraltrapeze. The primordium for the adoral membranelle is formed by the proliferation of basal bodies of 2 somatic kineties. Supernumerary basal bodies are resorbed at the end of the stomatogenesis. The primordium for the paroral membrane evolves from a single somatic kinety which fuses with the paroral membrane at the early stages of the stomatogenesis. We conclude from these observations and the characteristic silverline system that *Pseudoplatyophrya nana* is a colpodide ciliate. The adoral membranelle is homologous to the left, the paroral membrane is homologous to the right ciliary fields of the Colpodidae *s. stricto*. The oraltrapeze is a new organelle and an adaptation to the special manner of nutrition.

RÉSUMÉ

Description de la nutrition, du cycle biologique et de la morphogenèse du Cilié énigmatique *Pseudoplatyophrya nana*. L'ingestion de la nourriture s'effectue par le trapèze oral, une très petite structure tubulaire qui perfore la paroi de la proie (levures) et en aspire le contenu. Le cycle biologique et la morphogenèse sont du type Colpodida. Un trophonte évolue à partir du théronte en se nourrissant abondamment. Il forme un kyste temporaire qui, selon les conditions de culture, se

divise ou produit soit un kyste de durée, soit un théronte. L'Infraciliature orale est composée d'une très petite « membranelle adorale », à la gauche, et d'une membrane parorale, à la droite du trapèze oral. Le primordium de la membranelle adorale se forme par prolifération des cinétosomes de deux cinéties somatiques. Les cinétosomes surnuméraires sont résorbés à la fin de la stomatogenèse. Le primordium de la membrane parorale se développe à partir d'une seule cinétie somatique qui fusionne avec la membrane parorale aux premiers stades de la stomatogenèse. Nous déduisons de ces observations et du réseau argyrophile caractéristique, que *Pseudoplatyophrya nana* est un Cilié Colpodida. La membranelle adorale est homologue du champ gauche et la membrane parorale homologue du champ droit des Colpodidae *sensu stricto*. Le trapèze oral est un nouvel organelle et une adaptation au type spécial d'alimentation.

I. — EINLEITUNG

Die Colpodida sind die zentrale Gruppe innerhalb der Vestibulifera. Ihre Erforschung, die von mehreren Arbeitsgruppen intensiv vorangetrieben wird, hat wesentlich zum Verständnis der Phylogenie der Ciliaten beigetragen (BUIKAMP, 1975; LYNN, 1976 a, b, c, d, 1978, 1979, 1980, 1981; Mc COY, 1977; FOISSNER, 1978, 1980b; PEREZ-PANIAGUA und PEREZ-SILVA, 1978; GERASSIMOVA *et al.*, 1979; NJINE, 1979a, b.; PEREZ-PANIAGUA *et al.*, 1979; BARDELE, 1980; FOISSNER *et al.*, 1981; WILBERT, 1982). Die vielleicht bemerkenswertesten Entdeckungen sind die colpodide Natur der "heterotrichen" Gattung *Bursaria* (FERNANDEZ-GALIANO, 1979) und das Oraltrapez der Genera *Nivaliella*, *Pseudoplatyophrya* und *Grossglockneria* (FOISSNER, 1980a). Diese drei Gattungen, für die die Unterordnung Grossglocknerina errichtet wurde, ordnete FOISSNER (1980a) auf Grund ihrer charakteristischen somatischen Infraciliatur und des typischen Silberliniensystems in die Ordnung der Colpodida PUYTORAC *et al.*, 1974 ein. Wegen der aberranten Oralstrukturen konnte diese Klassifikation nicht als gesichert gelten. Nun glückte es uns, einen typischen Vertreter dieser Gruppe zu kultivieren und den Lebenszyklus und die Stomatogenese zu verfolgen. Diese Studien liefern weitere Hinweise dafür, daß die Grossglockneridae colpodide Ciliaten sind, die auf Grund ihrer sehr spezialisierten Ernährungsweise besondere Oralstrukturen entwickelt haben.

II. — MATERIAL UND METHODEN

Herkunft des Materials : Die untersuchte und in Kultur genommene Population von *Pseudoplatyophrya nana* isolierten wir aus der oberen Bodenschicht (0-5 cm) einer Almweide auf der Haitzing-Alm bei Bad Hofgastein (Österreichische Zentralalpen, Salzburg). Die von FOISSNER (1980a) untersuchte Population stammte ebenfalls aus den Österreichischen Zentralalpen, aber vom Glocknergebiet.

Kultur : *Pseudoplatyophrya nana* läßt sich im Labor in 5-10 cm großen Petrischalen gut kultivieren. Als Medien sind Salat- oder Erdextrakt geeignet (hergestellt nach der im *J. Protozool.* 5 (1), 1-38 (1958) veröffentlichten Rezeptur), die mit Mineralwasser (Eau de

Volvic) 1:1 verdünnt werden. Auf den Boden der Kulturschale gibt man etwa 10 Tropfen mit Eau de Volvic emulgierte Bäckerhefe. Die Kulturen müssen alle 2 bis 3 Tage umgesetzt werden.

Präparationsmethoden : Zur Darstellung der Infraciliatur und des Silberliniensystems wurden die Tiere mit der von CORLISS (1953) beschriebenen Versilberungsmethode nach CHATTON-LWOFF und mit der Silberkarbonatmethode nach FERNANDEZ-GALIANO (1976) imprägniert. Besonders letztere bewährte sich hervorragend. Alle Versuche, die Art mit Protargol zu versilbern, schlugen fehl.

III. — ERGEBNISSE

1. Infraciliatur und Silberliniensystem während der Interphase.

Der *in vivo* Aspekt und die Infraciliatur von *Pseudoplatyophrya nana* wurden von FOISSNER (1980a) nach Lebendbeobachtungen, trockenen Silbernitratpräparaten und Silberkarbonatimprägnationen beschrieben. Unsere Beobachtungen stimmen bis auf einige Details mit dieser Beschreibung überein. Ergänzend bringen wir 2 Abbildungen eines nach der CHATTON-LWOFF Methode präparierten Individuums, aus denen die typische Anordnung der somatischen und oralen Infraciliatur und das charakteristische Silberliniensystem ersichtlich sind (Abb. 1,2). Abbildung 3 zeigt eine Ventralansicht der Infraciliatur des vorderen Körperabschnittes nach Silberkarbonatimprägnation. Der winzige, ungefähr $3-4 \times 2-3 \mu\text{m}$ große Oralapparat besteht aus folgenden Teilen : 1) dem in Aufsicht runden, röhrenförmigen Oraltrapez, an dessen Grunde sich sehr selten eine radspeichenartige Struktur imprägniert, vielleicht Mikrotubuli oder Mikrofilamente. 2) Rechts des Oraltrapezes verläuft die leicht gebogene "parorale Membran", die aus 10 bis 15 Basalkörpern aufgebaut ist. In den CHATTON-LWOFF Präparaten hat man häufig den Eindruck, daß sie aus Basalkörperpaaren besteht (vgl. FOISSNER 1980 a). Während bestimmter Stadien der Stomatogenese ist sie stets aus einer Reihe zickzackförmig angeordneter Basalkörper aufgebaut (s. unten). 3) Schräg unterhalb des Oraltrapezes befindet sich die einzige dreireihige "adorale Membranelle". Die erste und die dritte Reihe bestehen aus 2, die mittlere Reihe besteht aus 3 Basalkörpern. FOISSNER (1980a) zeichnete etwas mehr Basal-

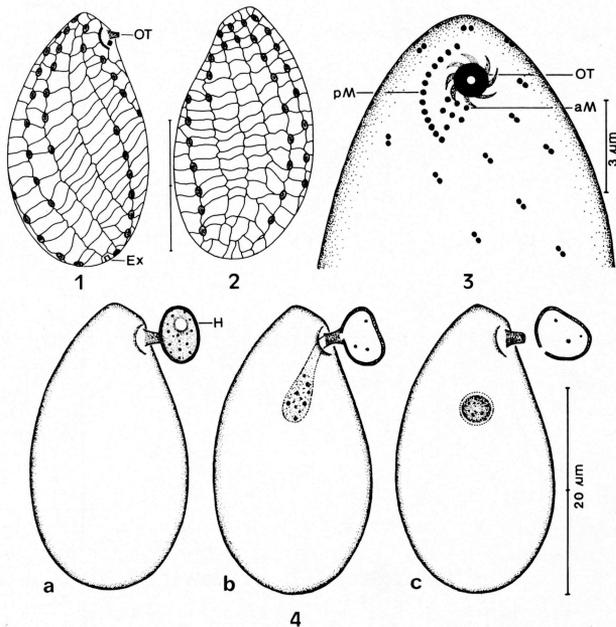


ABB. 1, 2. — *Pseudoplatyophrya nana*. Infraciliatur und Silberliniensystem der rechten und linken Seite nach Silbernitratimprägnation. Ex: Exkretionsporus der kontraktiven Vakuole. OT: Oraltrapez.

ABB. 3. — *Pseudoplatyophrya nana*. Infraciliatur der Ventralseite im vorderen Körperabschnitt nach Silbernitratimprägnation. aM: adorale Membranelle, OT: Oraltrapez, pM: parorale Membran.

ABB. 4 a-c. — *Pseudoplatyophrya nana*. Nahrungsaufnahme nach Lebendbeobachtungen. Eine Hefezelle (H) wird an das Oraltrapez angeheftet (a). Sie bricht auf und ihr Inhalt fließt in das Tier (b). Die Zellwand wird nicht ingestiert (c).

körper, was sich bei der erneuten Durchsicht der damals angefertigten Präparate als Irrtum herausstellte.

2. Nahrungsaufnahme (Abb. 4).

Nach den bisher durchgeführten Laborexperimenten ernährt sich *Pseudoplatyophrya nana* nur von Hefezellen. Zuerst wird die Hefezelle an das Oraltrapez angeheftet, wobei die Tiere fähig sind, zwischen lebenden (vollen) und toten (leeren, bereits ausgefressenen) Zellen zu unterscheiden (Abb. 4a). Der Festheftungsmechanismus konnte lichtmikroskopisch nicht erkannt werden. Der Kontakt zwischen Oraltrapez und Hefezelle ist ziemlich lose, weil das Tier, das sich während der Nahrungsaufnahme kaum bewegt, sie wieder verliert (oder abstößt?), wenn es in Folge einer Störung (z. B. starkes Licht) zur Wiederaufnahme der Bewegung veranlaßt wird. Nach dem Anheften erweitert sich das Oraltrapez vorne leicht trichterartig und etwa 10-20 Sekunden später bricht die Hefezelle auf und ihr Inhalt fließt rasch in das Tier hinein, wobei sich eine sackförmige Struktur bildet (Abb. 4b). Zum Schluß

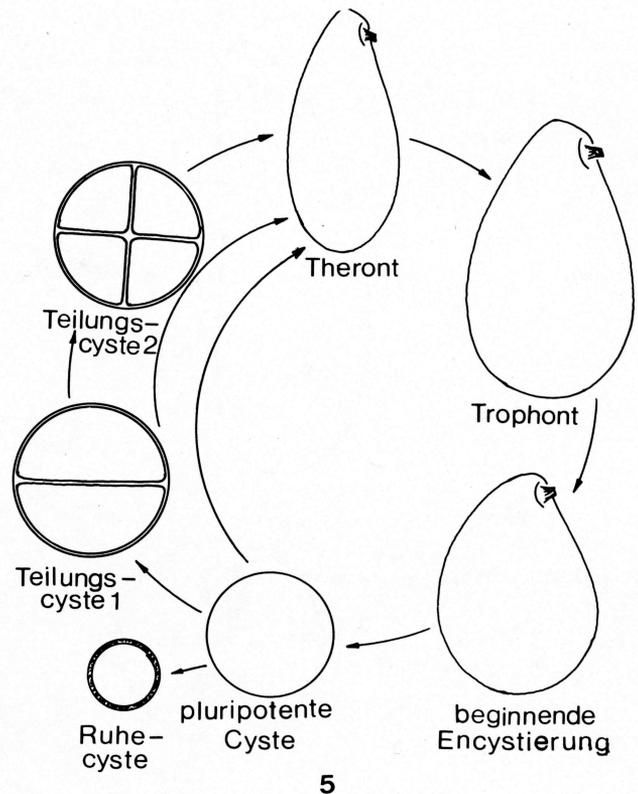
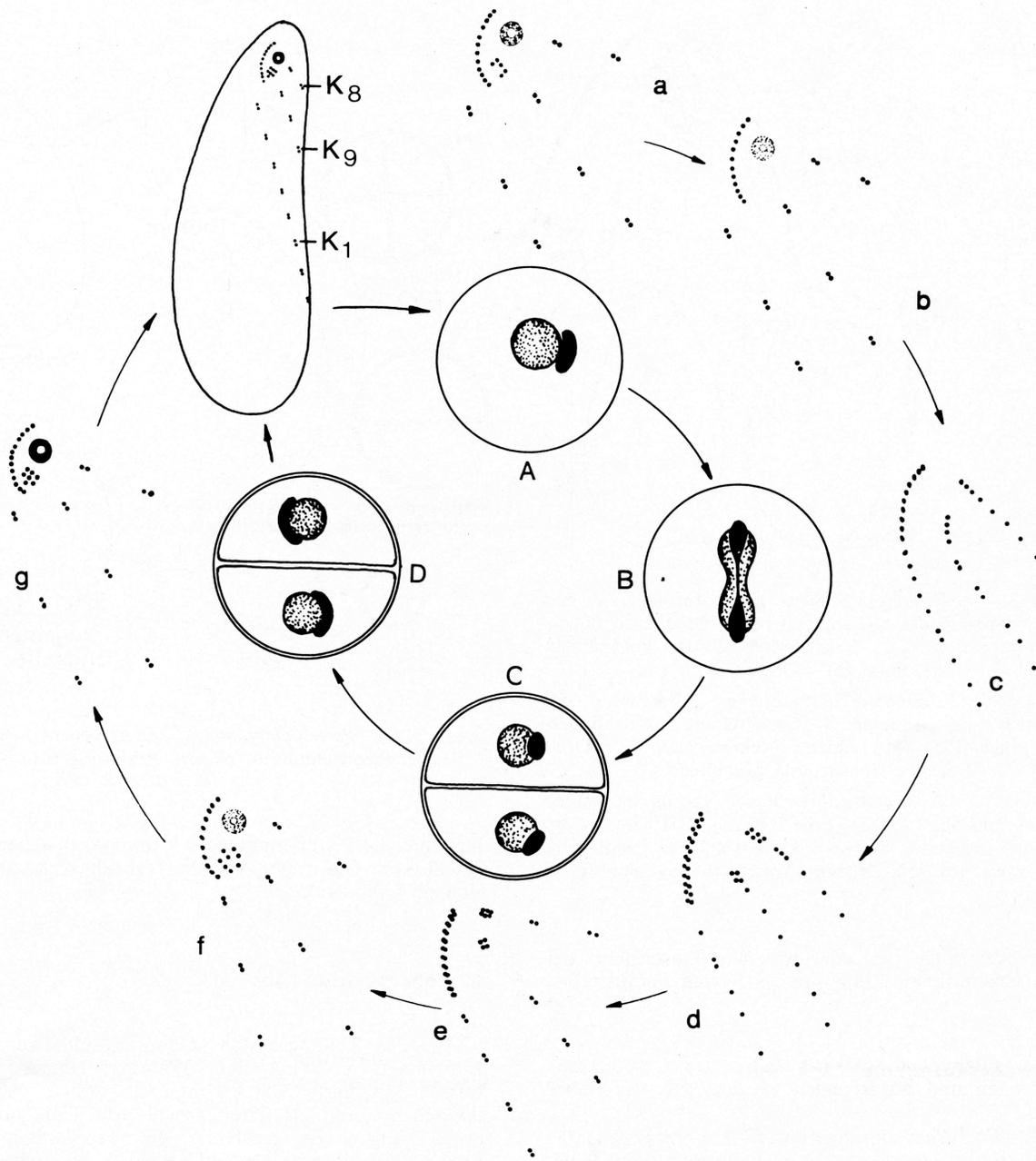


ABB. 5. — *Pseudoplatyophrya nana*. Lebenszyklus nach Lebendbeobachtungen. Nähere Erklärungen im Text.

löst sich die leere, meist verschumpelt aussehende Hefezelle vom Oraltrapez und die Nahrungsvakuole kugelt sich ab (Abb. 4c).

3. Lebenszyklus (Abb. 5).

Aus den Teilungscysten schlüpfen schlanke, hyaline Individuen, die Theronten. Während einiger Stunden fressen sie gierig Hefezellen und werden dabei fast doppelt so breit als frisch geschlüpfte Tiere und auch etwas länger. Es entstehen die Trophonten. Diese kugeln sich langsam ab und scheiden eine sehr dünne, strukturlose Membran ab. Es entsteht eine pluripotente Cyste ("temporary cyst"), aus der bei sich plötzlich verschlechternden Lebensbedingungen (z. B. längerer Aufenthalt unter dem Deckglas) entweder ein therontähnliches Tier schlüpft oder die zur Teilungs- oder Ruhecyste wird. Die pluripotenten Cysten sind 13-18 μm groß (Mittel 15.9 μm , $n=24$), die Ruhecysten dagegen nur 8-9 μm (Mittel 8.5 μm , $n=20$) und von einer dicken, strukturlosen Membran umgeben. Nur die Ruhecysten bilden am Boden der Kulturschale kegelförmige Aggregate. Die Teilungscysten enthalten 2-4 (meist 4) Individuen. Eine besondere Schlüpföffnung, durch die die Tiere die Cyste verlassen könnten, wurde nicht beobachtet. Die Membran scheint einfach aufzubrechen.



6

ABB. 6 a-g und ABB. 6 A-D. — *Pseudoplatyophrya nana* nach Silberkarbonatimprägung. Infraciliatur (Abb. 6 a-g) und Kernapparat (Abb. 6 A-D) während der Morphogenese. Nähere Erklärungen im Text. K 1, 8, 9: Somakineten 1, 8, 9.

4. Morphogenese (Abb. 6).

In der Teilungscyste werden zuerst das Oraltrapez und die adorale Membranelle resorbiert (Abb. 6a, b). Der Mikronucleus rundet sich ab und die Somakineten ordnen sich radiärsymmetrisch an (Abb. 6A). Im näch-

sten Stadium vereinigt sich das anteriore Ende der Kinete 1 mit dem posterioren Ende der paroralen Membran und die Kineten 8 und 9 beginnen an ihrem vorderen Ende Basalkörper zu proliferieren. Die paarig angeordneten Cilien der Somakineten wandern auseinander, wobei neue Basalkörper gebildet werden (Abb. 6c). Der Makronucleus und der Mikronucleus befinden

sich in Teilung (Abb. 6B). Später gruppieren sich die dicht hintereinander liegenden Basalkörper am anterioren Ende der Kineten 8 und 9 zu Paaren. Auch in der paroralen Membran findet offensichtlich eine Proliferation statt, da sie nun aus etwa doppelt so vielen, zickzackförmig angeordneten Basalkörpern aufgebaut erscheint (Abb. 6d). Mit dem Beginn der Cytokinese lösen sich die anterioren Fragmente von den Kineten 8 und 9 und wandern näher zur paroralen Membran. In den Somakineten sind die Basalkörper wieder paarig angeordnet (Abb. 6C, e). Im nächsten Stadium vereinigen sich die beiden anterioren Kinetenfragmente zu einer ungeordneten Ansammlung von Basalkörpern. Die parorale Membran ist wieder einreihig. Das Oraltrapez beginnt sich zu bilden (Abb. 6f). Im späten Stadium der Cytokinese wird der Mikronucleus so wie beim Interphaseindividuum lang ellipsoid (Abb. 6D), und die adorale Membranelle formt sich aus der ungeordneten Ansammlung von Basalkörpern. Dabei werden einige überzählige Basalkörper resorbiert. Die Kinete 1 löst sich von der paroralen Membran und wandert leicht nach rechts (Abb. 6g).

Auch das Silberliniensystem zeigt während dieser Vorgänge Veränderungen, die aber nicht genauer studiert werden konnten, da die Präparate nicht klar genug waren. Es ist ersichtlich, daß es im mittleren Stadium der Morphogenese engmaschiger wird.

IV. — DISKUSSION

1. Zur Funktion des Oraltrapezes.

Unsere Untersuchungen zeigen, daß das Oraltrapez eine rohrartige Struktur ist, die zur Nahrungsaufnahme dient. Das wurde mittlerweile auch für *Grossglockneria acuta* nachgewiesen, die aber im Gegensatz zu *P. nana* nicht mit Hefezellen kultiviert werden kann. Sie ernährt sich von Pilzhyphen, die mit Hilfe des Oraltrapezes aufgebrochen und ausgefressen werden. Ob das dabei zu beobachtende Hineinfließen des Zellinhaltes der Beute in das Cytoplasma des Räubers ein aktiver (saugender) oder passiver Vorgang ist, konnte nicht geklärt werden. Da der ganze Vorgang ziemlich rasch abläuft, scheint eine Art von Saugen eher plausibel als ein passives Hineinfließen. Darauf weisen auch elektronenmikroskopische Untersuchungen hin (DIDIER *et al.*, in Vorbereitung).

2. Lebenszyklus und Morphogenese.

“One of the most striking characteristics of the members of the family Colpodidae is the fact that they normally reproduce within a cyst. After a period of feeding they round up, secrete a thin membrane and

divide once, twice or three times depending upon species and somewhat upon their nutritional condition. At certain periods in the growth of a culture when the conditions become unfavourable (shortage of food) all members of the family Colpodidae form permanent cysts by rounding up and secreting a heavy wall about the protoplasm”.

So charakterisierten BURT, KIDDER und CLAFF (1941) den Lebenszyklus einiger Arten der Gattungen *Colpoda* und *Bresslaueria*. Neuere Untersuchungen an diesen und anderen Colpodiden führten zu denselben Ergebnissen (TRUFFAU, 1952; STOUT, 1960; HASHIMOTO, 1966; BRADBURY und OUTKA, 1967; PUYTORAC *et al.*, 1979). Der Lebenszyklus von *Pseudoplatyophrya nana* ist offensichtlich derselbe, was als wichtiger Hinweis auf die colpodide Natur dieses Ciliaten gewertet werden kann (Abb. 5).

Auch die Morphogenese verläuft prinzipiell auf dieselbe Weise wie bei anderen Colpodiden. Nach der Resorption der Oralstrukturen werden die Somakineten radiärsymmetrisch verteilt und die anterioren Enden einiger “stomatogener” Kineten beginnen mit der Proliferation von Basalkörpern, die später ein rechtes und linkes Cilienfeld bilden. Dabei sind zwei Typen zu unterscheiden: Bei den Colpodidae besteht das rechte Cilienfeld in allen Lebensphasen aus ungeordneten Basalkörpern, bei den Woodruffiidae und den Cyrtolophosididae entsteht dagegen aus dem anarchischen Anlagenfeld eine aus geordneten Basalkörpern aufgebaute “parorale” Membran, die dem rechten Cilienfeld der Colpodidae homolog ist (FOISSNER, 1978; PUYTORAC und PEREZ-PANIAGUA, 1979). *Pseudoplatyophrya nana* steht offensichtlich der zweiten Gruppe näher, obwohl ihre Stomatogenese sehr an jene von *Colpoda maupasi* und *Colpoda steinii* erinnert, bei denen das rechte Cilienfeld ebenfalls aus nur einer einzigen Anlage hervorgeht (HASHIMOTO, 1966; PEREZ-PANIAGUA *et al.*, 1979). Hinsichtlich des Silberliniensystems fügen sich die *Grossglockneria* zwanglos in die Colpodida ein (vgl. FOISSNER, 1978). Dabei stehen sie allerdings den Colpodina näher als den Cyrtolophosidina, da zumindest *Grossglockneria acuta* ein typisches colpodides Silberliniensystem besitzt. Bei *P. nana* und *Nivaliella plana* entstehen durch die terminale Reduktion einiger Somakineten Silberliniensysteme, die regional an jene der Genera *Platyophrya* und *Woodruffia* erinnern (Abb. 1, 2, FOISSNER, 1980a). Die Reorganisation des Silberliniensystems in den Cysten ähnelt jener von *Colpoda steinii* (KLEIN, 1929).

Besonderheiten der Stomatogenese von *P. nana* sind die Resorption überzähliger Basalkörper bei der Neubildung des linken Cilienfeldes und die Vereinigung der Kinete 1 mit der paroralen Membran. Ersteres ist für die Oligohymenophora und Polyhymenophora typisch (PECK, 1974; FOISSNER und ADAM, 1983), letzteres wurde bei anderen Colpodiden bisher nicht nachgewiesen. Die nur in den mittleren Stadien der Stomatogenese erkennbaren Basalkörperpaare der paroralen Membran deuten auf eine Reorganisation derselben hin.

V. — FOLGERUNGEN

Aus unseren Beobachtungen ergibt sich, daß die Grossglocknerina FOISSNER, 1980 colpodide Ciliaten sind. Der Lebenszyklus, die Morphogenese und das Silberliniensystem ähneln anderen Vertretern dieser Gruppe. Die extrem aberranten Oralstrukturen sind offensichtlich als Anpassung an die sehr spezialisierte Ernährungsweise entstanden. Mit Ausnahme des Oraltrapezes, das offensichtlich eine Neubildung ist, können sie zwanglos von der typischen colpodiden Mundausstattung abgeleitet werden: Die winzige dreireihige "adorale Membran" ist dem linken, die "parorale Membran" ist dem rechten Cilienfeld der Colpodidae *s. stricto* homolog. Unsere Studien belegen überzeugend, daß das Silberliniensystem eine konservative Struktur ist, die es manchmal ermöglicht, plesiomorphe und apomorphe Merkmale zu trennen und so die phylogenetischen Zusammenhänge besser zu verstehen (FOISSNER, 1982).

Danksagung.

Mit dankenswerter finanzieller Unterstützung des MaB-6 Programms der Österreichischen Akademie der Wissenschaften und des Bundesministeriums für Gesundheit und Umweltschutz.

LITERATUR

- BARDELE C.F. (1980). — The imprints of ciliate phylogeny revealed by comparative freeze-fracture study of the ciliary membrane. *Endocytobiology*, **1**, 51-61.
- BRADBURY P.C. and OUTKA D.E. (1967). — The structure of *Colpoda ellioti* n. sp. *J. Protozool.*, **14**, 344-348.
- BUITKAMP U. (1975). — Eine Neubeschreibung von *Myxerithrix tuamotuensis* BALBIANI, 1887 (Ciliophora, Colpodida). *Protistologica*, **11**, 323-324.
- BURT R.L., KIDDER G.W. and CLAFF C.L. (1941). — Nuclear reorganization in the family Colpodidae. *J. Morph.*, **69**, 537-561.
- CORLISS J.O. (1953). — Silver impregnation of ciliated protozoa by the CHATTON-LWOFF technic. *Stain Tech.*, **28**, 97-100.
- FERNANDEZ-GALIANO D. (1976). — Silver impregnation of ciliated protozoa: procedure yielding good results with the pyridinated silver carbonate method. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, **95**, 557-560.
- FERNANDEZ-GALIANO D. (1979). — Transfer of the widely known "spirotrich" ciliate *Bursaria truncatella* O.F.M. to the Vestibulifera as a separate order there, the Bursariomorphida. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, **98**, 447-454.
- FOISSNER W. (1978). — Das Silberliniensystem und die Infraciliatur der Gattungen *Platyophrya* KAHL, 1926, *Cyrtolophosis* STOKES, 1885 und *Colpoda* O.F.M., 1786: Ein Beitrag zur Systematik der Colpodida (Ciliata, Vestibulifera). *Acta Protozool.*, **17**, 215-231.
- FOISSNER W. (1980a). — Colpodide Ciliaten (Protozoa: Ciliophora) aus alpinen Böden. *Zool. Jb. Syst.* **107**, 391-432.
- FOISSNER W. (1980b). — Taxonomische Studien über die Ciliaten des Großglocknergebietes (Hohe Tauern, Österreich). VI. Familien Woodruffiidae, Colpodidae und Marynidae. *Acta Protozool.*, **19**, 29-50.
- FOISSNER W. (1982). — The silverline system: An useful criterion for the systematics of the middle categories of the Ciliophora. *J. Protozool.* (in Druck).
- FOISSNER W., CZAPIK A. und WIACKOWSKI K. (1981). — Die Infraciliatur und das Silberliniensystem von *Sagittaria hyalina* nov. spec., *Chlamydonella polonica* nov. spec. und *Spirozoona caudata* KAHL, 1926 (Protozoa, Ciliophora). *Arch. Protistenk.*, **124**, 361-377.
- FOISSNER W. und ADAM H. (1983). — Morphologie und Morphogenese des Bodenciliaten *Oxytricha granulifera* sp. n. (Ciliophora, Oxytrichidae). *Zool. Scr.* (in Druck).
- GERASSIMOVA Z. P., SERGEJEVA G. I. and SERAVIN L. N. (1979). — Ciliary and fibrillar structures of the ciliate *Bursaria truncatella* and its systematic position. *Acta Protozool.*, **18**, 355-370.
- HASHIMOTO K. (1966). — Stomatogenesis in resting cysts of Colpodidae. *J. Protozool.*, **13**, 383-390.
- KLEIN B. M. (1929). — Weitere Beiträge zur Kenntnis des Silberliniensystems der Ciliaten. *Arch. Protistenk.*, **65**, 183-257.
- LYNN D. H. (1976 a). — Comparative ultrastructure and systematics of the Colpodida. Fine structural specializations associated with large body size in *Tillina magna* GRUBER, 1880. *Protistologica*, **12**, 629-648.
- LYNN D. H. (1976 b). — Comparative ultrastructure and systematics of the Colpodida (Ciliophora): Structural differentiation in the cortex of *Colpoda simulans*. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, **95**, 581-599.
- LYNN D. H. (1976 c). — Comparative ultrastructure and systematics of the Colpodida. Structural conservatism hypothesis and a description of *Colpoda steinii* MAUPAS. *J. Protozool.*, **23**, 302-314.
- LYNN D. H. (1976 d). — Comparative ultrastructure and systematics of the Colpodida. An ultrastructural description of *Colpoda maupasi* ENRIQUEZ, 1908. *Can. J. Zool.*, **54**, 405-420.
- LYNN D. H. (1978). — Size increase and form allometry during evolution of ciliate species in the genera *Colpoda* and *Tillina* (Ciliophora: Colpodida). *Bio Systems*, **10**, 201-211.
- LYNN D. H. (1979). — Fine structural specializations and evolution of carnivory in *Bresslaua* (Ciliophora: Colpodida). *Trans. Amer. Micros. Soc.*, **98**, 353-368.
- LYNN D. H. (1980). — The somatic cortical ultrastructure of *Bursaria truncatella* (Ciliophora, Colpodida). *Trans. Amer. Micros. Soc.*, **99**, 349-359.

- LYNN D. H. (1981). — The organization and evolution of microtubular organelles in ciliated protozoa. *Biol. Rev.*, **56**, 243-292.
- McCoy J. W. (1977). — *Cyrtolophosis*: a "lower" ciliate with a buccal cavity. *Protistologica*, **13**, 497-502.
- NJINE T. (1979 a). — Compléments à l'étude des ciliés libres du Cameroun. *Protistologica*, **15**, 343-354.
- NJINE T. (1979 b). — Etude ultrastructurale du cilié *Kuklikophrya dragescoi* gen. n., sp. n. *J. Protozool.*, **26**, 589-598.
- PECK R. K. (1974). — Morphology and morphogenesis of *Pseudomicrothorax*, *Glaucoma* and *Dexiotricha*, with emphasis on the types of stomatogenesis in holotrichous ciliates. *Protistologica*, **10**, 333-369.
- PEREZ-PANIAGUA F. et PEREZ-SILVA J. (1978). — Réorganisation buccale au cours de la division chez *Tillina* sp. (Cilié Colpodida). *Protistologica*, **14**, 405-411.
- PEREZ-PANIAGUA F., PEREZ-SILVA J. et PUYTORAC P. DE (1979). — Etude structurale et ultrastructurale de la stomatogenèse de bipartition du cilié *Colpoda steinii* MAUPAS, 1883. *Protistologica*, **15**, 151-161.
- PUYTORAC P. DE, BATISSE A., BOHATIER J., CORLISS J.O., DEROUX G., DIDIER P., DRAGESCO J., FRYD-VERSAVEL G., GRAIN J., GROLIÈRE C.-A., HOVASSE R., IFTODE F., LAVAL M., ROQUE M., SAVOIE A. et TUFFRAU M. (1974). — Proposition d'une classification du phylum Ciliophora DOFLEIN, 1901 (réunion de systématique, Clermont-Ferrand). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **278**, 2799-2802.
- PUYTORAC P. DE et PEREZ-PANIAGUA F. (1979). — Une application de l'hypothèse du conservatisme structural du cortex chez les Ciliés: les Colpodidea de PUYTORAC et coll., 1979, avec inclusion du genre *Bursaria* O. F. M., 1786. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **289**, 1163-1165.
- PUYTORAC P. DE, PEREZ-PANIAGUA F. et PEREZ-SILVA J. (1979). — A propos d'observations sur la stomatogenèse et l'ultrastructure du cilié *Woodruffia metabolica* (JOHNSON et LARSON, 1938). *Protistologica*, **15**, 231-243.
- STOUT J. D. (1960). — Morphogenesis in the ciliate *Bresslaia vorax* KAHL and the phylogeny of the Colpodidae. *J. Protozool.*, **7**, 26-35.
- TUFFRAU M. (1952). — La morphogenèse de division chez les Colpodidae. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **86**, 309-320.
- WILBERT N. (1982). — Ein neuer colpodider Ciliat aus einer Grassteppe in Ningerhar, Afghanistan: *Colpodidium caudatum* nov. gen., nov. spec. *Arch. Protistenk.*, **125**, 291-296.